喀斯特石漠化地区土壤养分对泡核桃功能性状的影响

杨 珊，喻阳华，熊康宁[*]，张仕豪，李廷铃，王治福，秦 瑶，胡廷会

（贵州师范大学 喀斯特研究院/国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心，贵阳 550001）

摘要：探究喀斯特石漠化地区植物叶片功能性状及影响因素，可揭示其对石漠化环境的适应机理。该文以中国南方喀斯特高原峡谷地区的泡核桃（*Juglans sigillata*）为对象，揭示土壤养分对叶片结构和光合性状的影响效应。结果表明：（1）泡核桃叶功能性状随石漠化等级增加，叶面积减小，比叶面积增大，叶干物质含量和叶组织密度先降后升，蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度和光能利用率先下降后升高，其他性状变化趋势不显著。（2）冗余分析表明土壤养分能够解释 37.4%的光合性状变异与 53.4%的结构性状变异，其中全磷和溶解性有机碳对光合性状影响最大；对结构性状影响最显著的是碱解氮和速效磷。（3）比叶面积分别与叶干物质含量极显著负相关，与净光合速率极显著正相关，叶厚度与叶组织密度极显著负相关，蒸腾速率与胞间 CO_2 浓度、气孔导度极显著正相关，水分利用速率与蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度极显著负相关；光能利用率与净光合速率显著正相关。研究结果表明，泡核桃为适应喀斯特石漠化的特殊生境采取增强生长功能性状，同时提高资源获取能力的开拓型生长策略，以提高对环境胁迫的抵御和适应能力。

关键词：泡核桃，光合特性，结构性状，土壤养分，石漠化，喀斯特

中图分类号：Q948 **文献标识码：**A

Effects of soil nutrients on functional traits of *Juglans sigillata* in karst rocky desertification areas

YANG Shan, YU Yanghua, XIONG Kangning[*], ZHANG Shihao, LI Tingling, WANG Zhifu, QIN Yao, HU Tinghui

(*Guizhou Normal University Karst Research Institute/National Engineering Research Center for Karst Rocky Desertification Control*, Guiyang 550001, China)

Abstract: To explore the characteristics and influencing factors of leaf functional traits of plants in karst rocky desertification areas, and to be able to reveal their adaptation mechanism to rocky desertification environment, this study reveals the effects of soil nutrients on leaf structure and photosynthetic traits in *Juglans sigillata* from the karstic plateau canyon areas of southern China. The results were as follows: (1) The functional traits of blister *J. sigillata* leaves decreased with increasing rocky desertification grade, leaf area decreased, specific leaf area increased, leaf dry

---

基金项目：国家十三五重点研发计划课题(2016YFC0502607)；贵州省科技计划重大专项（黔科合平台人才[2017]5411 号）；贵州省世界一流学科建设计划项目（黔教科研发[2019]125 号）[Supported by the National Key Research and Development Projects of China in the 13th Five-year Plan (2016YFC0502607); Key Science and Technology Program of Guizhou Province (Qiankehe Pingtai Rencai [2017]5411); World Top Discipline Program of Guizhou Province (Qianjiao Keyan Fa [2019] 125)]。

作者简介：杨珊(1995-)，硕士研究生，研究方向为喀斯特生态建设与区域经济，(E-mail)1441262701@qq.com。

[*]**通信作者：**熊康宁，教授，博士研究生导师，研究方向为喀斯特地貌洞穴、世界遗产和石漠化治理，(E-mail)xiongkn@163.com。

[*]**通信作者：**熊康宁，教授，博士研究生导师，研究方向为喀斯特地貌洞穴、世界遗产和石漠化治理，(E-mail)xiongkn@163.com。

matter content and leaf tissue density decreased and then increased, transpiration rate, intercellular CO_2 concentration, stomatal conductance and light energy utilization decreased and then increased, and the trends of other traits were not significant. (2) RDA analysis showed that soil nutrients explained 37.4% of the variation in photosynthetic traits and 53.4% of the variation in structural traits, with total phosphorus and dissolved organic carbon having the greatest influence on photosynthetic traits; the most significant effects on structural traits were alkaline dissolved nitrogen and fast-acting phosphorus. (3) Specific leaf area was highly significantly negatively correlated with leaf dry matter content and highly significantly positively correlated with net photosynthetic rate, leaf thickness was highly significantly negatively correlated with leaf tissue density, transpiration rate was highly significantly positively correlated with intercellular CO_2 concentration and stomatal conductance, water use efficiency was highly significantly negatively correlated with transpiration rate, intercellular CO_2 concentration and stomatal conductance, respectively; light energy utilization was significantly positively correlated with net photosynthetic rate. The results suggest that blister *J. sigillata* adapts to the special habitat of karstic desertification through a pioneering growth strategy of enhancing growth functional traits while improving resource acquisition capacity to improve resistance and adaptation to environmental stresses.

Keywords: *Juglans sigillata*, photosynthetic characteristics, structural traits, soil nutrients, rocky desertification, karst

植物功能性状广泛用于检测和解释植物在各种环境下形成的外在形态和内在生理方面的适应性特征（孟婷婷等，2007）。叶片是裸露的且对外部环境变化敏感，叶性状属植物重要的功能性状之一（Wang & Chen, 2013），其中生理性状体现了叶片生长和代谢的生理特征，光合作用是植物生长发育重要的物质和能量来源（李理渊等，2018）；而结构性状是特定环境条件下保持相对稳定的生物形态结构（欧晓岚，2017）。国内外学者进行了诸多不同尺度植物功能性状与环境关联的研究，表明降水、地形和土壤养分是植物性状塑造的重要影响因子。在小尺度范围内坡度、坡向、坡位、海拔等地形因素影响光照、降水、温度和土壤养分（Diaz et al., 1998；宋立宁等，2012）。Luo et al.（2005）分析了贡嘎山东坡高山垂直地带性 6 个原状林地的植物性状，发现叶寿命和叶氮含量随海拔升高而增大。盘远方等（2019）研究坡向与植物功能性状的关系时指出比叶面积阴坡＞阳坡，木质密度阴坡＜阳坡，张增可等（2019）研究表明海岛植物功能性状主要受坡度与坡位等地形因子，有机质和全氮等土壤因子制约。无论是个体、物种还是群落尺度，叶片功能性状变异和土壤有机碳（卜文圣等，2013）、氮、磷含量均密切相关（康勇等，2017）。许洺山等（2015）研究群落演替中植物功能性状和土壤含水量关系时发现，表层土壤含水量与叶片净光合速率、蒸腾速率显著负相关，土壤含水量是土壤养分变化的主要驱动因子（李红林等，2015），由此推测，土壤养分对于植物光合生理特性亦存在一定的相关关系。

泡核桃（*Juglans sigillata*）是木本油料植物，适生性强，能提高喀斯特地区地表植被覆被，经济效益与环境效益兼备，是石漠化综合治理效果较好的树种。泡核桃中不饱和脂肪酸、蛋白质含量高，且富含多种氨基酸和对人体有益的矿质元素和维生素，对人体的心脑血管疾病具有治疗和保健作用，是优质营养食品。核桃作为四大干果之一，在全国许多地区均有分布，西南地区以泡核桃为主（刘茂桥，2016）。在土壤养分与植物光合生理性状的关系探讨中，有研究指出高磷胁迫显著抑制了核桃幼苗的生长及光合作用（刘春花等，2021），适量的磷供应可显著提高苹果幼苗的叶净光合速率、蒸腾速率以及水分利用效率（周罕觅等，2015），张翠萍等（2014）研究发现氮素对核桃幼苗木质部发育的影响可改变其水分运输能力，进而影响植物光合能力。

喀斯特生境空间异质性大，表现为土层浅薄且不连续、基岩裸露率高等特点（卢耀如，1986）。在不同等级石漠化区域，土壤理化性质具有差异（盛茂银等，2015），而植物功能性状的影响因素中，土壤因子是其中重要的部分（王曙光等，2013）。目前，关于喀斯特生境植物叶结构性状、光合生理性状以及与土壤养分的相关研究较少（钟巧连等，2018；庞志强等，2019）。对于泡核桃等经济林土壤养分对植物功能性状影响机理的研究更是欠缺。为此，本文以喀斯特石漠化治理经果林泡核桃为研究对象，通过对不同石漠化梯度泡核桃叶生理性状、结构性状以及土壤养分的差异探究，探讨土壤养分对泡核桃功能性状的影响机理，对于理解泡核桃对石漠化环境的适应特征具有重要意义，为石漠化地区生态修复、泡核桃经济林科学管理提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黔西南州贞丰县北盘江镇查耳岩村一带（105°38′48″ E，25°39′35″ N），该区域属干热河谷气候，年均降雨量 1 100 mm，季节分配不均，冬春旱及伏旱严重，年均温 18.4 ℃，年均极端高温 32.4 ℃，年均极端低温 6.6 ℃，年总积温达 6 542.9 ℃，水热资源丰富；区域内为河谷地形，河谷深切，地下水深埋，坡度陡峭，海拔高度 530~1 473 m，垂直高差约 940 m；石漠化发育，基岩裸露率在 50%~80%之间，以中—强度石漠化为主。碳酸盐岩类岩石占 78.45%，土壤以石灰岩为成土母质的石灰土为主，土层浅薄，分布不连续，保水性、耐旱性差，生态环境极度脆弱（黄静等，2016）。主要经济林树种有竹叶椒（*Zanthoxylum armatum*）、泡核桃、枇杷（*Eriobotrya japonica*）、金银花（*Lonicera japonica*）等。

1.2 实验方法

1.2.1 样地设置与环境因子的调查与测定

2020 年 7—8 月在花江查耳岩村一带（105°38′48″ E，25°39′35″ N）进行广泛野外踏查，根据喀斯特石漠化强度分级标准（熊康宁等，2002），结合实地调查情况，在同一品种、同一林龄的泡核桃（*Juglans sigillata*）林地设置 12 个 20 m×20 m 标准样地，每个样地间距离＞20 m，样地包含潜在石漠化（potential rocky desertification, PRD）、轻度石漠化（slight rocky desertification, SRD）、中度石漠化（moderate rocky desertification, MRD）和强度石漠化（intensity rocky desertification, IRD）4 个梯度，每个梯度 3 个重复。测定样地的海拔、经纬度、坡度、坡向、坡位等基本信息（表 1）。

表 1 样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plots

样地 Sample plot	石漠化等级 Rocky desertification grade	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	坡位 Slope position
YD1	潜在 Potential	105°64′46″ E	25°65′82″ N	773	9.7	西南坡 Southwest slope	中 Middle
YD2	轻度 Slight	105°64′27″ E	25°65′83″ N	775.3	45.3	南坡 South slope	中 Middle
YD3	中度 Moderate	105°64′30″ E	25°65′92″ N	737.3	29	南坡 South slope	中 Middle

YD4	重度 Intensive	105°63′86″ E	25°65′60″ N	810	33.3	南坡 South slope	中 Middle

注：YD 代表样地。下同。

Note: YD stands for sample plots. The same below.

在每个标准样地内选择长势良好、健康的 3 棵植株，在树冠的投射面积内，避开施肥沟（坑），按“梅花”型布点，将土壤表面凋落物及生长的植物等杂物清除，避开石块、砂砾等以减少干扰，分别取 5 个样点表层 0~20 cm 土壤，混匀后取 1 kg 编号装袋带回实验室，在通风干燥、无污染环境下自然风干后除去杂质，磨碎依次过 1 mm 和 0.25 mm 筛，测定土壤化学性质。土壤溶解性有机碳（dissolved organic carbon, DOC）采用重铬酸钾外加热氧化法（谭波等，2011），全氮（total nitrogen, TN）采用凯氏定氮法，铵态氮（ammonium nitrogen, NH_4^+-N）、硝态氮（nitrate nitrogen, NO_3^--N）采用连续流动分析仪测定，碱解氮（alkali hydrolyzed nitrogen, AN）采用碱解扩散法测定，全磷（total phosphorus, TP）采用 $HClO_4$-H_2SO_4 消煮-钼锑抗比色法测定，速效磷（available phosphorus, AP）采用碳酸氢钠浸提，钼锑抗比色测定，pH 采用电位法测定（鲍士旦，2000）。

1.2.2 叶片光合生理参数的测定

测定生理性状于 2020 年 8 月在 3 个连续晴天的 9:00—11:00 进行，利用光合仪（LI-6800, LI-COR Inc, USA）配合阔叶叶室，测定向阳健康、成熟及充分展开的 1 叶片的光合特征，在测定时以环境值作为控制叶室空气相对湿度、温度的设定值，CO_2 浓度为 400 μmol mol^{-1}、流速为 600 μmol s^{-1}。测定参数包括净光合速率（net photosynthetic rate，P_n）、蒸腾速率（transpiration rate, T_r）、气孔导度（stomatal conductance, G_s）、胞间 CO_2 浓度（intercellular CO_2 concentration, C_i）。计算叶片瞬时水分利用效率（water use efficiency, WUE）$=P_n/T_r$，光能利用率（light utilization energy，LUE）$=P_n$/光合有效辐射（photosynthetically active radiation, PAR）。

1.2.3 叶片结构型指标的测定

每个标准样地内选择长势良好、健康的 3 棵植株，于上午 11 点前采集充分展开、无病虫害的成熟叶片，编号装袋后置于冷藏箱中，测定叶结构性状，称取叶鲜重（fresh leaf weight, FLW）后用扫描仪对叶片面积（leaf area, LA）进行扫描，叶面积采用便携式叶面积仪（YMJ-D）测定，叶厚度（leaf thickness, LT）采用数显游标卡尺（广陆，111N-101-10）测量叶尖、叶中和叶基处的厚度，取均值作为叶厚度值；叶干重（dry leaf weight, DLW）采用恒温干燥法测定。叶片干物质含量（leaf dry matter content, LDMC）=叶干重（g）/叶鲜重（g），比叶面积（specific leaf area, SLA）=叶面积/叶干重，叶片含水率（leaf moisture content, LMC）=（叶鲜重-叶干重）/叶鲜重，叶组织密度（leaf tissue density, LTC）=叶干重/（叶面积×叶厚度）。叶性状的测量方法主要参照 Cornelissen et al.(2003)。

1.3 数据处理

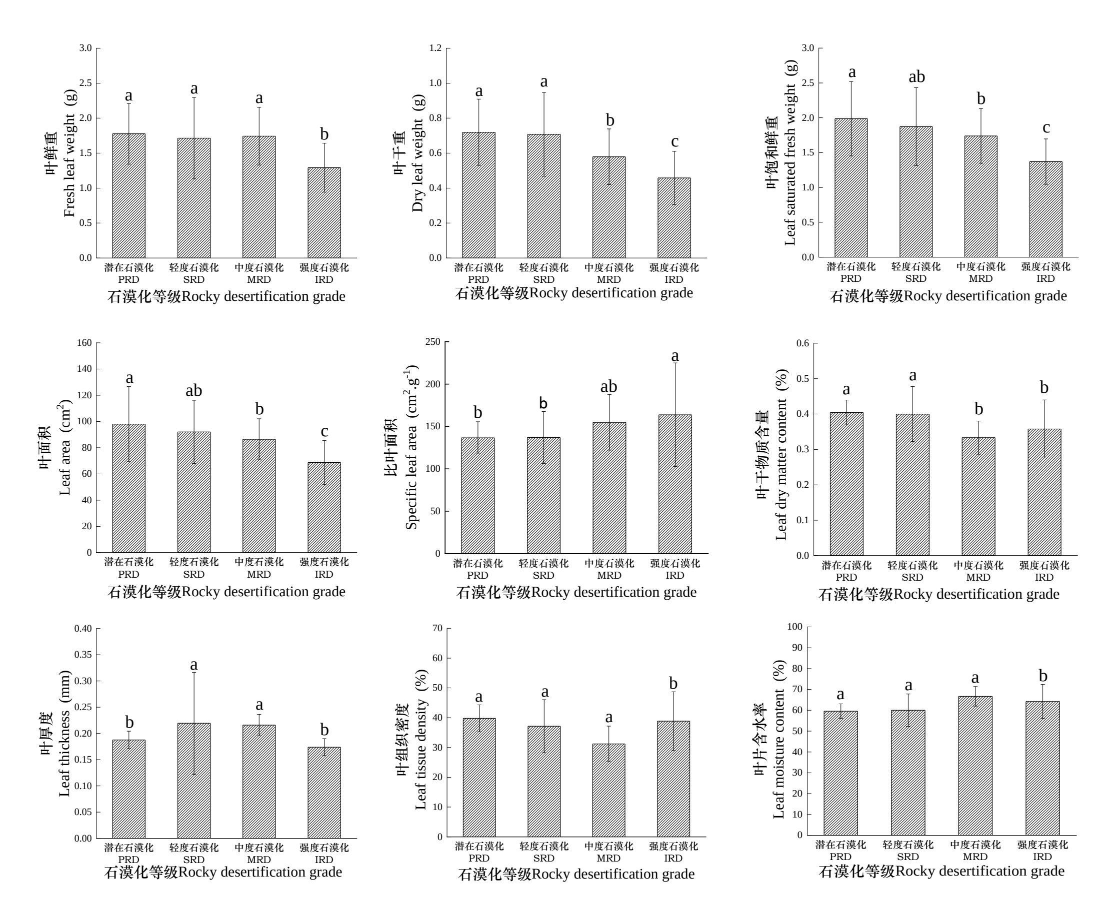
采用 Microsoft Excel 2010 进行数据初步整理；应用 SPSS 22.0 统计软件进行分析，采用单因素方差分析（one-way ANOVA）对泡核桃光合生理参数、结构功能性状和土壤养分指标进行差异性检验，使用 Pearson 相关性分析探究叶结构功能性状、光合生理参数间的关系，运用冗余分析（RDA）探究植物功能性状和土壤养分之间的相关性。进行 RDA 约束排序分析时需要物种数据和环境数据 2 个矩阵，在排序之前，对所有不同量纲的参数做标准化处理，在最后得出的排序图中箭头长度代表特征向量的长度，可以看作环境因子对功能性状的解释量大小。两箭头夹角表示植物功能性状和环境的相关性，夹角为 0~90 时，两变量间呈正相关关系；当夹角为 90~180 时，二者间呈负相关关系；当夹角为 90 时，表示二者无显著相关关系。数据表达形式为平均值±标准差，显著性水平均设定为 P=0.05，极显著性水平均设定为 P=0.01。使用 Origin 8.6 和 Canoco 5.0 作图。

2 结果与分析

2.1 叶片功能性状

2.1.1 叶结构性状

泡核桃 DLW、LSFW、LA 随石漠化等级增加均呈下降趋势，各石漠化等级间差异性显著（P<0.05, 下同）；SLA、LDMC 和 LTD 随石漠化等级增加呈先降后升的趋势；LT、LMC 与 LDMC、LTD 的变化趋势相反，先升后降。FLW、DLW、LSFW、LA、LDMC 和 LTD 在潜在石漠化等级中达到最高，而在强度石漠化中 SLA 达到最高，FLW、DLW、LSFW、LA 和 LT 达到最低值（图 1）。



不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

Different letters represent significant differences (P<0.05). The same below.

图 1 不同石漠化区域泡核桃叶结构性状特征

Fig. 1 Characteristics of structural traits of *Juglans sigillata* leaves in different rocky desertification areas

2.1.2 叶光合生理性状特征

由表 2 可知，T_r、C_i、G_s 和 LUE 随石漠化加剧呈先降后升的变化趋势，T_r、C_i、G_s 的强度石漠化与其他等级石漠化差异性显著。随着石漠化程度增加，WUE 总体呈先增后减的趋势，强度与其他等级石漠化差异性显著；P_n 在潜在石漠化达到最高，轻度石漠化地区 P_n 最低，各石漠化等级差异性显著。在强度石漠化中 T_r、C_i、G_s 达到最高，WUE 最低；在轻度石漠化地区 T_r、C_i、P_n 和 LUE 出现最低值，WUE 却达到最高值。

表 2 不同石漠化区域泡核桃叶生理性状特征

Table 2 Characteristics of physiological traits of *Juglans sigillata* leaves in different rocky desertification areas

样地 Sample plot	蒸腾速率 T_r (mmol m^{-2} s^{-1})	净光合速率 P_n (μmol·m^{-2} s^{-1})	胞间 CO_2 浓度 C_i (μmol mol^{-1})	气孔导度 G_s (mmol m^{-2} s^{-1})	水分利用效率 WUE (μmol·mmol^{-1})	光能利用效率 LUE (μmol·μmol^{-1})
YD1	3.534±0.351b	8.314±0.238a	202.793±9.106c	0.109±0.011b	2.366±0.167b	0.006±0.001a
YD2	1.155±0.252c	4.34±0.739d	163.716±11.821d	0.033±0.008c	3.789±0.181a	0.003±0.001b
YD3	3.019±0.372b	7.139±0.395b	230.942±25.532b	0.03±0.006c	2.381±0.16b	0.005±0.001a
YD4	6.971±0.715a	6.193±0.128c	325.257±3.107a	0.223±0.023a	0.894±0.075c	0.005±0.001ab

注：同列不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different letters in the same column represent significant differences (P<0.05). The same below.

2.1.3 叶生理与结构性状的相关性分析

由表 3 可知，LT 与 LTD 极显著负相关（P<0.01，下同），与 C_i 显著正相关；DLW 与 LSFW、LDMC、LTD 极显著正相关，与 LMC 极显著负相关；SLA 与 LDMC、LTD、DLW 极显著负相关，与 P_n 极显著正相关；LTD 与 LDMC 极显著正相关，与 C_i 显著负相关；T_r 与 C_i、G_s 极显著正相关，与 WUE 极显著负相关；P_n 与 WUE 显著负相关，与 LUE 极显著正相关；C_i 与 G_s 极显著正相关；WUE 与 T_r、C_i、G_s 极显著负相关关系。

表 3 泡核桃叶功能性状间的相关性分析

Table 3 Correlation analysis among functional traits of *Juglans sigillata* leaves

功能性状 Functional trait	叶鲜重 FLW	叶干重 DLW	叶饱和鲜重 LSFW	叶面积 LA	比叶面积 SLA	叶干物质含量 LDMC	叶片含水率 LMC	叶组织密度 LTD	蒸腾速率 T_r	净光合速率 P_n	胞间 CO_2 浓度 C_i	气孔导度 G_s	水分利用效率 WUE	光能利用效率 LUE
叶厚度 LT	0.068	0.058	0.053	0.027	-0.041	-0.029	0.029	-0.410**	0.328	-0.317	0.474*	0.254	-0.335	-0.276
叶鲜重 FLW	1	0.765**	0.840**	0.810**	-0.220*	0.004	-0.004	0.024	-0.266	-0.063	-0.290	-0.188	0.278	-0.038
叶干重 DLW		1	0.832**	0.805**	-0.589**	0.534**	-0.534**	0.395**	-0.361	-0.232	-0.339	-0.306	0.361	0.006
叶饱和鲜重 LSFW			1	0.920**	-0.166	0.122	-0.122	-0.004	-0.312	0.168	-0.326	-0.321	0.260	0.218
叶面积 LA				1	-0.068	0.143	-0.143	-0.080	-0.081	0.311	-0.071	-0.142	0.014	0.323
比叶面积 SLA					1	-0.729**	0.729**	-0.779**	0.346	0.464*	0.312	0.274	-0.386	0.194
叶干物质含 LDMC						1	-1.000**	0.687**	-0.248	-0.342	-0.182	-0.270	0.241	-0.001
叶片含水率 LMC							1	-0.687**	0.248	0.342	0.182	0.270	-0.241	0.001
叶组织密度 LTD								1	-0.428	-0.243	-0.484*	-0.306	0.468*	-0.029
蒸腾速率 T_r									1	0.322	0.942**	0.936**	-.975**	0.129
净光合速率 P_n										1	0.206	0.184	-.451*	0.700**
胞间 CO_2 浓度 C_i											1	0.834**	-0.945**	0.103
气孔导度 G_s												1	-0.858**	0.074
水分利用效 WUE													1	-0.269

注：**表示在水平 0.01 显著；*表示在 0.05 水平显著。

Note: **represents significant at 0.01 level; *represents significant at 0.05 level.

2.2 土壤养分特征

由表 4 可知，随着石漠化程度增加 NO_3^--N、AN、pH 和 DOC 先降后升，在强度石漠化达到最小值，AP、TP 与石漠化等级呈现负相关关系，随石漠化等级增加，AP、TP 含量逐渐减小。土壤全部呈现为酸性土，pH 为 6.03~6.82，DOC 和 AN 在不同等级石漠化土地中的含量差异较大，其范围分别为 17.03~36.80 mg kg^{-1}、150.50~259 mg kg^{-1}，而 NH_4^+-N、TN 变化趋势不明显，数值依次为 0.91~1.72 mg kg^{-1}、1.48~4.31 mg kg^{-1}。

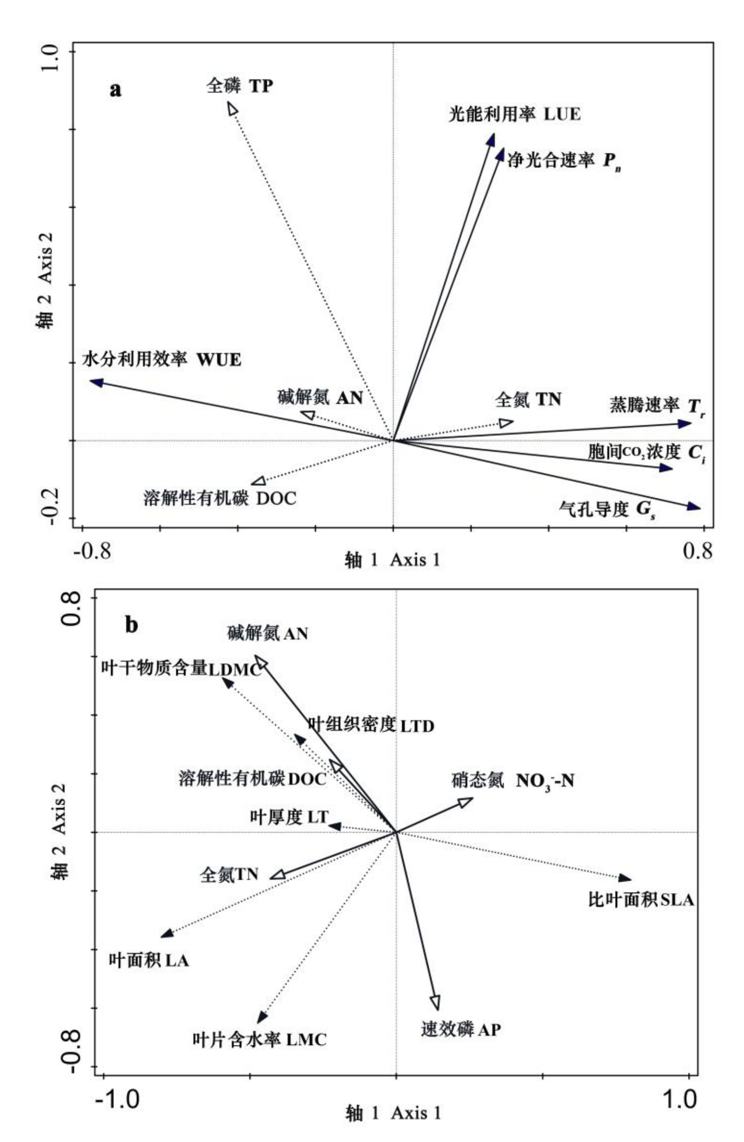
表 4 不同石漠化区域土壤养分特征

Table 4 Soil nutrient characteristics in different rocky desertification areas

样地 Sample plot	铵态氮 NH_4^+-N (mg kg^{-1})	硝态氮 NO_3^--N (mg kg^{-1})	碱解氮 AN (mg kg^{-1})	全氮 TN (g kg^{-1})	速效磷 AP (mg kg^{-1})	全磷 TP (g kg^{-1})	pH	溶解性有机碳 DOC (mg kg^{-1})
YD1	0.920±0.01b	1.950±0.238a	169.167±21.385b	1.937±0.145a	0.907±0.045a	1.980±0.131a	6.593±0.143a	22.387±3.089b
YD2	1.423±0.285a	2.320±0.723a	232.167±24.831a	2.960±0.337a	0.533±0.114b	1.800±0.219ab	6.753±0.059a	32.783±3.719a
YD3	1.250±0.177ab	2.067±0.73a	189.000±18.187b	2.023±0.237a	0.463±0.191b	1.580±0.115b	6.320±0.079b	28.620±2.548ab
YD4	1.303±0.363ab	1.957±0.651a	176.333±17.552b	2.563±1.527a	0.363±0.107b	1.310±0.132c	6.167±0.118b	24.470±7.532ab
最小值 Min.	0.91	1.23	150.50	1.48	0.24	1.16	6.03	17.03
最大值 Max.	1.72	3.13	259.00	4.31	0.95	1.99	6.82	36.80

2.3 叶功能性状与土壤养分的相关性分析

RDA 排序分析显示，土壤养分能够解释 37.4%光合性状变异（影响为 TP>DOC>TN>AN）（图 2：a）和 53.4%的结构功能性状变异（AN 影响最大，AP、TN、DOC、NO_3^--N 次之）（图 2：b）。功能性状与土壤养分的关系表现为 T_r、C_i、G_s 与 TN 正相关，与 TP、AN、DOC 负相关；P_n、LUE 随着 TP、TN 增加而增加，随 DOC 的增加而减小；WUE 与 AN、TP、DOC 呈正相关关系，与 TN 为负相关关系。SLA 与 AP、NO_3^--N 正相关，与 DOC、AN 和 TN 负相关；LDMC、LTD 随 AP 升高而减小，随 AN、DOC、TN 增加而增加，LA 与 TN 正相关，与 NO_3^--N 负相关。



图中实线表示植物叶功能性状，虚线表示土壤养分，横纵坐标表示负荷量。

The solid lines in the figure represent plant leaf functional traits, the dashed lines represent soil nutrients, and the horizontal and vertical coordinates represent loadings.

图 2 泡核桃光合生理性状(**a**)、结构功能性状(**b**)与土壤养分的 RDA 分析

Fig. 2 RDA analysis between soil nutrients and photosynthetic physiological traits (**a**), and structural-functional traits (**b**) of *Juglans sigillata*

3 讨论与结论

3.1 不同等级石漠化区域中泡核桃叶功能性状分析

植物对环境的适应往往会通过性状的变化表现出来（孙梅等，2017）。本研究结果表明，FLW、DLW、LSFW、LA 随石漠化的加剧而降低，这与李素慧等（2019）的研究结果一致，说明石漠化胁迫生境影响泡核桃结构性状的塑造，抑制了叶片的展开，原因可能是石漠化发育导致土壤表层水分含量降低、温度增加，小生境趋于胁迫，植物采取减少水分损失而降低 LA 的保护模式，逆境下较小的 LA 有利于减少植物蒸腾和呼吸，以减少树体水分丧失，保持树体水分平衡。这与张仕豪等（2019）对不同石漠化地区优势种叶片性状的研究结果一致。较大的 LDMC 利于增强植物耐贫瘠、耐干旱以及养分储存的能力（庞世龙等，2021），该研究 LDMC 随石漠化加剧呈先减后增的变化趋势，由于石漠化地区“堆窝土”的存在，水土

分布空间异质性大，加上间歇性降水较多，植物具有较好的向水性为其本身生长生存提供所需的养分和水分，环境变异导致植物性状变化复杂，而 LDMC 主要反映植物对养分的吸收率，变化趋势无规律说明不同等级石漠化地区土壤养分变化复杂，从而使得 LDMC 变化异常（周旭，2017）。SLA 反映植物获取光等资源的能力和在强光下自我保护的能力，SLA 越大说明其获取光能资源的能力越强，植物生长速率及养分流动循环也越快（路兴慧等，2011），本研究泡核桃 SLA 随着石漠化的加剧呈现上升的趋势，说明随石漠化加剧泡核桃获取光的能力增强，植物采取较高的生长速率策略，同时强光下自我保护的能力也更强。这与张仕豪等（2019）和钟巧莲等（2018）对喀斯特地区的优势种研究结果不符，可能是研究对象不同，喀斯特地区优势种多为常绿树种，其采取低生长率保守策略来获取保存资源（刘金玉等，2012），而泡核桃属于落叶树种，生存策略趋向于 SLA 高但寿命缩短，通过提高光合作用加速生长，增加机体的干物质储量（Grime et al., 1977），而在干旱季节采取落叶的方式以减少水分蒸腾来适应环境。亦可能是石漠化程度越高，生境更加脆弱，植物通过提高资源利用效率以抵御生境胁迫。

该研究中，随石漠化加剧 P_n 呈降-升-降的趋势，轻度石漠化地区最低，一般而言，P_n 的变化往往是内部生理和外界环境因素相互作用的结果（郭连金等，2017），石漠化环境对泡核桃 P_n 的影响较为复杂，在轻度石漠化地区，P_n 出现最低值，T_r、C_i、G_s 值也较低，由于泡核桃气孔限制因素以及蒸腾速率的影响，较低的 T_r 使得植物体内物质运输较慢，较低的 G_s 限制了 CO_2 分子的进入，P_n 伴随着 T_r、G_s 的降低而降低，这可能是泡核桃在适应干旱少土等多变的石漠化环境所衍生出的应对策略。水分利用效率能反映植物水消耗和生产力之间的关系（韩阳瑞等，2021），在水分亏缺时，植物通过调节水分利用效率适应不良环境，该研究中随着石漠化等级增加 WUE 先增后减，在轻度石漠化达到最高值，这与 T_r 的下降幅度小于 P_n 有关，直接导致 WUE 的升高，蒸腾缺水和光合碳同化对水分的竞争导致轻度干旱胁迫下 WUE 提升（Verslues et al., 2006），自轻度石漠化起 WUE 逐渐降低，原因可能是石漠化环境胁迫加深，植物叶片生理动态平衡被打破，各方面机能下降，水分利用效率也会下降，这与干旱胁迫下的相关研究结论相符（张恒硕等，2021）。这反映了植物功能性状为应对石漠化地区干旱少土高温等多变的环境呈现不同的响应类型（习新强等，2011）。

3.2 泡核桃叶功能性状特征与土壤养分之间的关系

喀斯特特殊的地上地下“二元三维”结构（杨明德，1982），土壤养分严重漏失，岩石裸露、土层浅薄且分布不均（熊康宁，2015），养分变异对植物生长影响较大（王世杰和李阳兵，2007）。RDA 排序分析显示，土壤养分能解释 37.4%光合性状变异（以 TP 最大，DOC、TN、AN 次之）和 53.4%的结构性状变异（影响为 AN＞AP＞TN＞DOC）。这与诸多研究结果类似，譬如 SOM 和 TN 是影响海岛植物茎、叶功能性状的主要环境因子（张增可等，2019）。SOM 是制约不同林龄刺槐林 SD、LT 的主要因子（段媛媛等，2017）。黄小等（2018）研究发现土壤 SOM、TP、AK 是不同生活型植物叶功能性状的主要影响因子。TP、AN、DOC 等作为生态系统碳氮磷循环的重要组成部分，对植物功能性状变异具有重要影响。本研究显示 T_r、C_i、G_s 与 TN 显著正相关，P_n、LUE 随着 TP、TN 增加而增加，原因可能是 P 参与三磷酸腺苷（ATP）等的能量代谢，又是膜脂与核苷酸的重要组分，在植物光合作用、呼吸作用中起着重要的生理作用（孙华，2005）。有研究表明营养元素 P 对光合作用的影响很大（江力等，2000），P_n 与 LUE 呈显著的正相关关系，这与韩阳瑞等（2021）对干旱区灌木光合特性与环境因子关系的研究结果相符，P 通过影响 P_n，从而影响 LUE。N 素对植物叶片叶绿素、光合速率以及光呼吸强度等均有明显影响，直接或间接作用于植物光合作用（孙华，2005），一般而言，植物的呼吸作用是受 T_r、G_s 与 C_i 共同影响的，使得 T_r、C_i、G_s 会随 TN 的变化而变化。陈锦强和李明启（1983）的试验证明，适宜施 N 量会提高植物叶片 N 素水平，N 同化作用加强，光合速率随之提高。SLA 与 DOC、AN 和 TN 显著负相

关，这与盘远方等（2019）对桂林岩溶石山青冈优势种群落的研究结果相似，但与董水丽和刘恩斌（2015）、刘旻霞（2017）对不同坡向土壤养分含量与植物功能性状关系的研究结果不符，一般来说，土壤养分含量高的 SLA 要大于养分贫瘠和干旱的生境，本文研究结果与之不符，可能是喀斯特高原峡谷地区，小生境较为复杂，加之本文研究对象为泡核桃，泡核桃对贫瘠生境适应性强且耐干旱等特性共同作用的结果，说明了植物 SLA 的变化不只与所在环境有关，也受其他因素影响，比如自身的遗传特性等（盘远方等，2019）；LDMC、LTD 与 AN、DOC 和 TN 显著正相关，这与张增可等（2020）在研究海岛环境因子与植物功能性状中的结果相似，LDMC、LTD 含量高则凋落物中进入土壤的有机质更多，另外，在土壤 AN、DOC 和 TN 高的情况下植物通过提高 LDMC 和 LTD 来增强资源的保存能力，才能有效抵御干旱高温等自然环境的危害。碳氮循环是生态系统养分循环的重要组成部分，在 LDMC 和结构组成中具有重要的作用（康勇等，2017）。喀斯特石漠化地区环境变化更加复杂且脆弱，土壤覆被少且容易流失，生境一旦被破坏则恢复困难，泡核桃是石漠化治理效果较好的树种，为了适应其特殊的生存环境采取相应的适生策略，协调自身光合生理性状和结构功能性状。其中 TP 和 AN 是影响泡核桃光合生理性状、结构功能性状的主要土壤因子。总体来说，该区泡核桃采取增强生长功能性状，提高资源获取能力的开拓型生长策略，以提高对环境胁迫的抵御和适应能力。

参考文献：

BAO SD, 2000. Analysis of soil agrochemical[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press: 25-114. [鲍士旦，2000. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京：中国农业出版社：25-114.]

BU WS, ZANG RG, DING Y, et al., 2013. Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China [J]. Biodivers Sci, 21(3): 278-287. [卜文圣，臧润国，丁易，等，2013. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化[J]. 生物多样性，21(3)：278-287.]

CHEN JQ, LI MQ, 1983. The effects of nitrogen nutrition on photosynthesis and phototrespiration of jute leaves, with specical reference to the relation between photorespiration and nitrate reduction [J]. Plant Physiol J, (3): 251-259. [陈锦强，李明启，1983. 不同氮素营养对黄麻叶片的光合作用、光呼吸的影响及光呼吸与硝酸还原的关系[J]. 植物生理学报，(3)：251-259.]

CORNELISSEN J, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Aust J Bot, 51(4): 335-380.

DIAZ S, CABIDO M, CASANOVES F, 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale[J]. J Veg Sci, 9(1): 113-122.

DONG SL, LIU EB, 2015. Comparison of leaf functional traits of dominant woody plants on shady slope and sunny slope in the loessial hilly region[J]. Res Soil Water Conserv, 22(4): 327-331. [董水丽, 刘恩斌，2015. 黄土丘陵区阴坡和阳坡优势木本植物叶功能性状比较[J]. 水土保持研究，22(4)：327-331.]

DUAN YY, SONG LJ, NIU SQ, et al., 2017. Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients[J]. Chin J Appl Ecol, 28 (1): 28-36. [段媛媛，宋丽娟，牛素旗，等，2017. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系[J]. 应用生态学报，28(1)：28-36.]

GRIME JP, 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory[J]. Am Nat, 111(982): 1169-1194.

GUO LJ, DU JP, WU YP, et al., 2017. Photosynthetic characteristics of *Emmenopterys henryi*

seedlings and their relationships with environmental factors[J]. Chin J Appl Ecol, 28(5): 1473-1481. [郭连金，杜佳朋，吴艳萍，等，2017. 香果树实生苗的光合特性及其与环境因子的关系[J]. 应用生态学报，28(5)：1473-1481.]

HAN YR, SHAN W, XU DW, et al., 2021. Photosynthetic characteristics of three typical shrubs in arid region and their response to environmental factors[J]. Chin J W For Sci, 50(1): 64-70. [韩阳瑞，单炜，许大为，等，2021. 干旱区 3 种典型灌木光合特性及其对环境因子的响应[J]. 西部林业科学，50(1)：64-70.]

HUANG J, ZHOU ZF, LIU ZJ, 2016. Comprehensive evaluation on ecological carrying capacity of Huajiang demonstration area in Guizhou[J]. Guizhou Agric Sci, 44(3): 168-171. [黄静，周忠发，刘肇军，2016. 贵州花江示范区的生态承载力综合评价[J]. 贵州农业科学，44(3)：168-171.]

HUANG X, YAO L, WANG J, et al., 2018. Effect of soil nutrients on leaf functional traits of different life form plants[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 38(12): 2293-2302.[黄小，姚兰，王进，等，2018. 土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响[J]. 西北植物学报，38(12)：2293-2302.]

JIANG L, ZHANG RX, 2000. Effect of different nitrogen, potassium levels on photosynthesis in *Flue-cured tobacco*[J]. J Anhui Agric Univ, (4): 328-331. [江力，张荣铣，2000. 不同氮钾水平对烤烟光合作用的影响[J]. 安徽农业大学学报，(4)：328-331.]

KANG Y, XIONG MH, HUANG J, et al., 2017. Variation in woody plant functional traits of the tropical cloud forests in Bawangling, Hainan Island[J]. Acta Ecol Sin, 37(5):1572-1582. [康勇，熊梦辉，黄瑾，等，2017. 海南岛霸王岭热带云雾林木本植物功能性状的分异规律[J]. 生态学报，37(5)：1572-1582.]

LI HL, GONG L, ZHU ML, et al., 2015. Stoichiometric characteristics of soil in an oasis on northern edge of tarim basin, China[J]. Acta Pedol Sin, 52(6): 1345-1355. [李红林，贡璐，朱美玲，等，2015. 塔里木盆地北缘绿洲土壤化学计量特征[J]. 土壤学报，52(6)：1345-1355.]

LI LY, LI J, TONG XJ, et al., 2018. Simulation on the light-response curves of electron transport rate of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* leaves in the Xiaolangdi area, China[J]. Chin J Plant Ecol, 42(10): 1009-1021. [李理渊，李俊，同小娟，等，2018. 黄河小浪底栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应的模拟[J]. 植物生态学报，42(10)：1009-1021.]

LI SH, ZHAO YJ, WANG L, et al., 2019. Growth and biomass distribution strategies of two photosynthetic plants in rocky desertification habitats[J]. J Chongqing Norm Univ (Nat Sci), 36(4): 106-111. [李素慧，赵雅洁，王丽，等，2019. 石漠化生境中两种不同光合类型植物的生长和生物量分配策略[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版)，36(4)：106-111.]

LIU CH, ZHANG, XIE F, et al., 2021. Response of photosynthetic characteristics of Walnut seedlings to high phosphorus stress[J]. Xinjiang Agric Sci, 58(2): 254-264. [刘春花，张锐，谢富，等，2021. 核桃实生幼苗光合特性对高磷胁迫的响应[J]. 新疆农业科学，58(2)：254-264.]

LIU MX, 2017. Response of plant element content and soil factors to the slope gradient of alpine meadows in Gannan[J]. Acta Ecol Sin, 37(24): 8275- 8284.[刘旻霞，2017. 甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应[J]. 生态学报，37(24)：8275-8284.]

LIU MQ, 2016. Soil and leaf nutrient status and its evaluation of walnut orchards in the major producing areas of Guizhou[D]. Guiyang: Guizhou University. [刘茂桥，2016. 贵州核桃主产区核桃园土壤与叶片养分状况及其评价[D]. 贵阳：贵州大学.]

LIU JY, FU PL, WANG YJ, et al., 2012. Different drought-adaptation strategies as characterizedby

hydraulic and water-relations traits of evergreen and deciduous figs in a tropical karst forest[J]. Plant Sci J, 30(5): 484-493. [刘金玉，付培立，王玉杰，等，2012. 热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略[J]. 植物科学学报，30(5)：484-493.]

LU XH, DING Y, ZANG RG, et al., 2011. Analysis of functional traits of woody plant seedlings in an old-growth tropical lowland rain forest on Hainan Island, China[J]. Chin J Plant Ecol, 35(12): 1300-1309. [路兴慧，丁易，臧润国，等，2011. 海南岛热带低地雨林老龄林木本植物幼苗的功能性状分析[J]. 植物生态学报，35(12)：1300-1309.]

LU YR, 1986. Models of karst geomorphological evolutions in China[J]. Geogr Res, (4): 25-35. [卢耀如, 1986. 中国喀斯特地貌的演化模式[J]. 地理研究，(4)：25-35.]

LUO TX, LUO J, PAN YD, 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau[J]. Oecologia, 142(2): 261-273.

MENG TT, NI J, WANG GH, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. Chin J Plant Ecol, 31(1): 150-165. [孟婷婷，倪健，王国宏，2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. 植物生态学报，31(1)：150-165.]

OU XL, 2017. Leaf functional traits of current-year and former-year leaves of *Pinus tabulaeformis* in Songshan, Beijing[D]. Beijing: Beijing Forestry University. [欧晓岚，2017. 北京松山油松当年生和往年生叶功能性状特征[D]. 北京：北京林业大学.]

PAN YF, CHEN XB, JIANAG Y, et al., 2019. Response of plant functional traits on the soil environmental factors along with slope aspects in karst hills of Guilin, South China[J]. Guihaia, 39(2): 189-198. [盘远方，陈兴彬，姜勇，等，2019. 桂林岩溶石山植物群落植物功能性状对不同坡向环境因子的响应[J]. 广西植物，39(2)：189-198.]

PANG SL, OU ZY, SHEN WH, et al., 2021. Leaf function traits variations and adaptive strategies of dominant woody economic plants in karst area of Southwest Guangxi[J]. Guihaia, 41(5): 707-714. [庞世龙，欧芷阳，申文辉，等，2021. 桂西南喀斯特地区优势木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略[J]. 广西植物，41(5)：707-714.]

PANG ZQ, LU WL, JIANG LS, et al., 2019. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China[J]. Guihaia, 39(8): 1126-1138. [庞志强，卢炜丽，姜丽莎，等，2019. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究[J]. 广西植物，39(8)：1126-1138.]

SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China[J]. Acta Ecol Sin, 35(2): 434-448. [盛茂银，熊康宁，崔高仰，等，2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报，35(2)：434-448.]

SONG LN, ZHU JJ, LI MC, Y et al., 2012. Needles stable carbon isotope composition and traits of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* in sparse wood grassland in south edge of Keerqin Sandy Land under the conditions of different precipitation[J]. Chin J Appl Ecol, 23(6): 1435-1440. [宋立宁，朱教君，李明财，等，2012. 不同降水条件下科尔沁沙地南缘疏林草地樟子松针叶 $\delta^{13}C$ 和叶性状特征[J]. 应用生态学报，23(6)：1435-1440.]

SUN H, 2005. Influence of soil qualities on the photosynthesis, physiological and ecological functions of vegetable[J]. Chin J Eco-Agric, 13(1): 122-124. [孙华，2005. 土壤质量对植物光合生理生态功能的影响研究进展[J]. 中国生态农业学报，13(1)：122-124.]

SUN M, TIAN K, ZHANG Y, et al., 2017. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. Plant Sci J, 35(6): 940-949. [孙梅，田昆，张贇，等，2017. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. 植物科学学报，35(6)：940-949.]

TAN B, WU FZ, YANG WL, et al., 2011. Effects of snow pack removal on the dynamics of winter-time soil temperature, carbon, nitrogen, and phosphorus in alpine forests of west Sichuan[J]. Chin J Appl Ecol, 22(10): 2553-2559. [谭波，吴福忠，杨万勤，等，2011. 雪被去除对川西高山森林冬季土壤温度及碳、氮、磷动态的影响[J]. 应用生态学报，22(10): 2553-2559.]

VERSLUES PE, AHARWAL M, KATIYAR AS, et al., 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status[J]. Plant J, 46(6): 1092-1092.

WANG HY, CHEN H, 2013. Plant functional groups based on vegetative and reproductive traits in a subtropical forest community[J]. J For Res, 2013, 18(6): 482-490.

WANG SJ, LI YB, 2007. Problems and development trends about researches on karst rocky desertification[J]. Adv Earth Sci, 22(6): 573-582. [王世杰，李阳兵，2007. 喀斯特石漠化研究存在的问题与发展趋势. 地球科学进展，22(6)：573-582.]

WANG SG, LI ZQ, JIA SS, et al., 2013. Relationships of wheat leaf stomatal traits with wheat yield and drought-resistance[J]. Chin J Appl Ecol, 24(6): 1609-1614. [王曙光，李中青，贾寿山，等，2013. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系[J]. 应用生态学报，24(6)：1609-1614.]

XI XQ, ZHAO YJ, LIU YG, et al., 2011. Variation and correlation of plant functional traits in karst area of central Guizhou Province, China[J]. Chin J Plant Ecol, 35(10): 1000-1008. [习新强，赵玉杰，刘玉国，等，2011. 黔中喀斯特山区植物功能性状的变异与关联[J]. 植物生态学报，35(10)：1000-1008.]

XIONG KN, 2002. A typical study on remote sensing-GIS of karstic rock desertification in Guizhou Province[M]. Beijing: Geology Press: 25-28. [熊康宁，2002. 喀斯特石漠化的遥感-GIS 典型研究一以贵州省为例[M]. 北京：地质出版社：25-28.]

XIONG KN, CHI YK, 2015. The problems in southern China karst ecosystem in southern of China and its countermeasures[J]. Ecol Econ, 31(1): 23-30. [熊康宁，池永宽，2015. 中国南方喀斯特生态系统面临的问题及对策[J]. 生态经济，31(1)：23-30.]

XU MS, HUANG HX, SHI QR, et al., 2015. Responses of soil water content to change in plant functional traits in evergreen broadleaved forests in eastern Zhejiang Province[J]. Chin J Plant Ecol, 39(9): 857-866. [许洺山，黄海侠，史青茹，等，2015. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应[J]. 植物生态学报，39(9)：857-866.]

YANG MD, 1982. The geomorphological regularities of karst water occurences in guizhou plateau[J]. Carsol Sin, (2): 4-14. [杨明德，1982. 论贵州岩溶水赋存的地貌规律性[J]. 中国岩溶，(2)：4-14.]

ZHANG CP, MENG P, LI JZ, et al., 2014. Interactive effects of soil acidification and phosphorus deficiency on photosynthetic characteristics and growth in *Juglans regia* seedlings[J]. Chin J Plant Ecol, 38(12): 1345-1355. [张翠萍，孟平，李建中，等，2014. 磷元素和土壤酸化交互作用对核桃幼苗光合特性的影响[J]. 植物生态学报，38(12)：1345-1355.]

ZHANG HS, CHA TG, LI X, et al., 2021. Photosynthetic and physiological responses of six shrub species to drought dress in northern Hebei Province[J]. Chin J Ecol, 40(2): 352-362. [张恒硕，查同刚，李肖，等，2021. 冀北地区 6 种灌木对干旱胁迫的光合及生理响应[J]. 生态学杂志，40(2)：352-362.]

ZHANG SH, XIONG KN, ZHANG Y, et al., 2019. Response of plant community species diversity and leaf traits of dominant species to environmental factors in different grades of rocky

desertification areas[J]. Guihaia, 39(8): 1069-1080. [张仕豪，熊康宁，张俞，等，2019. 不同等级石漠化地区植物群落物种多样性及优势种叶片性状对环境因子的响应[J]. 广西植物，39(8)：1069-1080.]

ZHANG ZK, ZHENG XX, LIN HZ, et al., 2019. Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants[J]. Acta Ecol Sin, 39(10): 3749-3758. [张增可，郑心炫，林华贞，等，2019. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律[J]. 生态学报，39(10)：3749-3758.]

ZHANG ZK, WU YH, WANG Q, et al., 2020. Effects of environmental factors on stem and leaf functional traits of island plants[J]. Guihaia, 40(3): 433-442. [张增可，吴雅华，王齐，等，2020. 环境因子对海岛植物茎、叶功能性状的影响[J]. 广西植物，40(3)：433-442.]

ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China[J]. Chin J Plant Ecol, 42(5): 562- 572. [钟巧连，刘立斌，许鑫，等，2018. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报，42(5)：562-572.]

ZHOU HM, ZHANG FC, ROGER, et al., 2015. Response of physiological properties and crop water productivity of young apple tree to water and fertilizer[J]. Trans Chin Soc Agric Mach, 46(4): 77-87. [周罕觅，张富仓，Roger, 等，2015. 苹果幼树生理特性和水分生产率对水肥的响应研究[J]. 农业机械学报，46(4)：77-87.]

ZHOU X, 2017. Responses of plant functional traits to different degreesof rocky desertification: In a case of Wushan County, Chongqing[D]. Chongqing: Southwest University. [周旭，2017. 不同程度石漠化环境中植物功能性状研究[D]. 重庆：西南大学.]